УДК 591.522:595.384.16(47)

С. Я. Бродский

РЕЧНЫЕ РАКИ (CRUSTACEA, ASTACIDAE) СОВЕТСКОГО СОЮЗА

СООБЩЕНИЕ V. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОСНОВНЫХ АРЕАЛОВ СОВРЕМЕННЫХ ЗАПАДНОПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ASTACIDAE

Как показано в предыдущих сообщениях*, из Новоэвксинского бассейна в пресные водоемы переселились два рода речных раков — *Austropotamobius* и *Astacus,* принадлежащих к подсемейству Astacinae.

Для последующего анализа важно подчеркнуть следующие особенности распространения раков упомянутых родов: а) род *Austropotamobius* распространен только в Западной Европе (в Дунае — выше участка, протекающего по Балканам) и в Малой Азии, род *Astacus* — по всей территории Европы и Азии (включая европейскую и азиатскую части Советского Союза); б) ареалы подрода *Austropotamobius* (*Atlantastacus*) — Португалия, Испания, Адриатическое побережье, Англия, Франция и Турция — расположены дальше мест предполагаемого первичного вселения раков — устья Дуная — и дальше, чем ареалы подрода *Austropotamobius* (*Austropotamobius*) — Албания, Югославия, Швейцария, Венгрия и Румыния; в) в районах, отдаленных от мест первичного вселения, симпатричность заселения водоемов проявляется исключительно редко, а распространенные маломощные аллопатричные популяции некоторых рас широкопалого рака не имеют промыслового значения (например, популяции верхнедунайской — *Astacus* (*Astacus*) *astacus astacus* natio *pretzmani* — и южнодунайской — *A.* (*A.*) *astacus astacus* natio *canadsie*); г) в настоящее время крупные популяции образует только род *Astacus*; такие популяции, как и явление симпатричности расселения, наблюдающееся в этом роде и редко в роде *Austropotabomius*, обычно приурочены к центрам ареалов видов, образующих их; д) некоторые раки-эндемики, например каменный рак — *Austropotamobius* (*Austropotamobius torrentium*) — распространены в водоемах определенных типов (горные потоки и пр.).

Из приведенных данных можно сделать вывод о том что формы рода *Austropotamobius* и его подродов — *A.* (*Atlantastacus*) и *A.* (*Austropotamobius*) — мигрировали из моря в Дунай раньше форм рода *Astacus*. Путь к их современным ареалам проходил через Дунай. Гидрологический режим и экологические условия в этой реке которая не попала в зону действия ледника (Пидопличко, Макеев 1955; Марковский 1955), складывались иначе, чем в Днепре, Днестре и Южн. Буге, являющимися иммиграционными путями для форм рода *Astacus*. Переход же в пресные воды рода *Astacus* стал возможным только после того, как все реки, впадающие в Понто-Азовский и Арало-Каспийский бассейны, стали подобно Дунаю доступными для обитания гидробионтов. Эти же материалы говорят о том, что первой астацидой, переселившейся в пресные воды, являлся не каменный (Шимкевич, 1886; Bott, 1950) и не длиннопалый

* «Вестник зоологии», 1973 № 4, 1974, № 4, 6, 1976 № 4.

(Кесслер, 1875; Румянцев, 1973), а итальянский рак — *Austropotamobius* (*Atlantastacus*) *italicus*. Это мнение подтверждается и тем, что все виды этого рода являются ярко выраженными галофобами. А среди представителей рода *Astacus* имеются и убиквисты — (*A.* (*P.*) *l. eichwaldi* natio *bessarabicus* и явные галофилы — *A.* (*P.*) *pachhypus*, которого А. Я. Бирштейн (1940) даже отнес к морским формам, и *A.* (*P.*) *l. e.* natio *eichwaldi*.

Таким образом, базируясь на отношении различных астацид к солености, и на изменениях, которые в Древне-Черноморскую эпоху должны были произойти в реках, а также учитывая воздействие факторов «сопротивления среды» (Мордухай-Болтовский, 1960), испытываемое различными группами иммигрантов-астацид в новых водоемах, мы реконструировали предположительную картину происхождения ареалов современных видов речных раков в Евразии.

Род *Austropotamobius* иммигрировал в реки двумя эшелонами. В первом был самый галофобный подрод *Austropotamobius* (*Atlantastacus*) с его двумя видами и пятью подвидами. Итальянский рак — *Austropotamobius* (*Atlantastacus*) *italicus*, — попав в новые условия, в силу инстинкта «избегания опасности» продвинулся сразу до Балкан (возможно и выше). Отсюда он стал расселяться по придаточной системе балканского участка Дуная и другим водным системам, граничащим с ним. Как иммигрант-первенец он не ощущал на себе действия фактора «сопротивления среды», в то время как для остальных раков, начиная с белоногого — *A.* (*At.*) *pallipes*, — действие этого фактора нарастало интегрально и в ряде случаев являлось определяющим. Так, если белоногому раку в Дунае пришлось преодолевать конкуренцию одного итальянского рака, то белому дунайскому — уже противостояло сопротивление пяти форм: итальянского, белоногого, каменного, широкопалого и сухопалого — *A.* (*P.*) *l. l.* natio *salinus*. Белоногий рак, вселившись в Дунай, проник до Балкан — нижней границы ареала итальянского рака, а затем вытеснил его на юго-запад — в свободные еще районы побережья Адриатического и Черного морей — ареалы современных подвидов этого вида *A.* (*At.*) *i. italicus* (Италия), *A.* (*At.*) *i. carsicus* (Югославия) и *A.* (*At.*) *i. lusitanicus* (Испания и Португалия). Сам же белоногий рак стал продвигаться в районы, ставшие ареалами его современных подвидов и расположенные северо-западнее ареалов итальянского рака — Англия, Франция и двушипого белоногого рака — *A.* (*At.*) *p. bispinosus* — Малая Азия, бассейн Мраморного моря.

Расселение второго подрода *A.* (*Austropotamobius*) с его единственным видом — каменным раком, следовавшем во втором эшелоне, было еще более сложным. Попав в новый район, астацида заселяла, в первую очередь, свободные водоемы и лишь при необходимости существовала симпатрически. Это подтверждают современные ареалы трех рас каменного рака: *A.* (*A.*) *t. t.* natio *torrentium* (Сев. Альпы, Чехословакия, Югославия), *A.* (*A.*) *t. t.* natio *macedonicus* (Югославия и Албания) и *A.* (*A.*) *t. t.* natio *danubicus* (Югославия, Венгрия, Болгария), а также следующие два факта, наблюдающиеся в настоящее время: а) единственным обитателем горных потоков в подроде *A.* (*Austropotamobius*) является, как уже указывалось, типичный каменный рак (первая из трех его рас); б) в реках Цетина и Крка каменный рак обитает вместе с итальянским. Видимо, в момент переселения каменного рака свободными были только водоемы этого типа.

Для подрода широкопалых раков — *Astacus* (*Astacus*), вселившихся третьим эшелоном одновременно в Дунай, Днестр, Днепр и Южн. Буг, условия расселения были еще более сложными и неодинаковыми. В последних трех водоемах широкопалый рак, как первенец, дошел до сред-

них течений: в Днестре — до притоков правого берега, в Днепре — до впадения р. Тетерев, в Южн. Буге — до устьев Горного Тикича и Гнилого Тикича. В Дунае же он продвинулся только до Балкан — границы ареала каменного рака. Но и в этих условиях, повторив путь последнего вида, он заселил свободные и недостаточно насыщенные астацидами водоемы и таким образом, отчасти продвинулся вперед. На это указывают расположение его современных ареалов и факт существования в р. Драва и некоторых водоемах Хорватии и Сербии маломощных рас широкопалого рака — южнодунайской и верхнедунайской.

Более сложной и одновременно менее ясной является история подрода *Astacus* (*Pontastacus*) и его трех видов — *A.* (*P.*) *leptodactylus, A.* (*P.*) *pachypus* и *A.* (*P.*) *pylzowi,* вселившихся более мелкими таксонами в пресные воды тремя последующими эшелонами. Первыми из этого подрода (четвертый эшелон) мигрировали — в реки эстуария сухопалый рак и в Волгу — камский (*A.* (*P.*) *l. l.* natio *boreoorientalis*). За ними (пятый эшелон) следовал обыкновенный длиннопалый рак — *A.* (*P.*) *l. leptodactylus,* ареалы которого расположены южнее, а также между ареалами двух первых рас и ареалами остальных подвидов: каспийского — *A.* (*P.*) *l. eichwaldi,* кубанского — *A.* (*P.*) *l. cubanicus* и туркестанского — *A.* (*P.*) *l. kessleri,* образовавших шестой эшелон. В настоящее время в большинстве водоемов УССР и в других географических зонах расы обыкновенного длиннопалого рака — типовой и сухопалый раки, а в ряде случаев и угловатый — морфа *angulesus,* которую в определенных условиях они сами дают, живут вместе. Иногда расы подвида обыкновенного длиннопалого рака (сухопалый и др.) обитают вместе с расами подвидов кубанского и каспийского раков, что указывает на небольшую разницу в сроках иммиграции в пресные воды.

При анализе особенностей распространения форм этого подрода наряду с уже известными фактами (Бродский, 1969, 1973, 1974, 1974а) важное значение приобретают следующие. На Украине в тех водных бассейнах, где вместе распространены широкопалый и длиннопалый раки, первый занимает «уголки» акватории и верховья рек, а второй — их устья и центральные магистрали. В УССР широкопалый рак образует несколько небольших популяций в бассейнах Днепра (речушка Ирша в бассейне р. Тетерев), Южн. Буга (некоторые озера поймы Горного Тикича и Гнилого Тикича) и в притоках и пойменных озерах правых пойм Прута, Серета и Днестра. Но, как показала практика выполненных акклиматизационных работ, он здесь не разводится *.

В направлении Украина — Белоруссия — Литва — Латвия — Эстония удельный вес широкопалого рака по сравнению с длиннопалым больше. В водоемах Эстонии, Скандинавских стран и Западной Европы (исключая акклиматизантов) и в бассейне Дуная типовая раса длиннопалого рака отсутствует, в Латвии его немного, в Литве — больше, в Белоруссии — еще больше, на Украине он встречается часто, но живет совместно с другими расами. В р. Дон его, видимо, еще больше, а в Волге (ниже Камы) типовой длиннопалый рак образует чистые популяции, которые граничат на севере с камским, на юге с каспийским и в Нижнем Дону и Кубани — с кубанским раками. Последний же как специфическая форма имеет, подобно ракам-эндемикам, ограниченный ареал. В 1972 г. в низовье Каховского водохранилища (Дреймаловская балка) мы поймали самку белого днестровского рака, а в 1968 было зафиксировано массовое переселение сухопалого рака из среднего течения Дуная

* Ботт (1950) отмечает факт акклиматизации широкопалого рака в бассейне Дуная.

в озера Килийской дельты — Катлабух, Ялпух и Картал и др. В литературе описано 20 случаев переселения раков неводными путями, например, в Киевской, Хмельницкой, Днепропетровской областях УССР. В низовьях Дуная и Днестра типичного длиннопалого рака заменят расы каспийского и кубанского. Подвиды каспийский и обыкновенный длиннопалый образуют наибольшее число форм, приспособленных к жизни в воде с различной степенью минерализации.

Эти факты говорят о том, что заселяя новые водоемы, астациды действуют, в основном, сходно. Ситуация, имевшая место при вселении в пресные воды первого рака, в принципе, каждый раз повторялась, но в конкретных условиях различных водоемов, в зависимости от сочетания факторов взаимодействия и силы «сопротивления среды» имела свои особенности. Формы, вселившиеся одними из первых в пресные водоемы, полностью повторили путь итальянского рака, а в распространении следующих за ними форм уже наблюдались различия. Кубанский рак, например, подобно белоногому в Дунае, изменил направление своего движения и стал распространяться в направлении юго-востока (Ростовская область) и районы, видимо, свободные от астацид. Продвижению же в верховья Дона, Кубани и р. Сал, кроме типового длиннопалого рака, занимавшего этот район, помешал природный барьер, обусловленный иным составом воды, особенно, в правобережных притоках Дона и Цимли. В воде этих водоемов присуствуют сульфатно-карбонатно-натриевые гидрофации (Негробов, 1967). Сухопалый рак, следовавший за широкопалым, в Дунае вел себя так же, как каменный. В низовьях Дуная у нижней границы распространения широкопалого рака он вначале заселил свободные и малозаселенные раками водоемы и затем стал продвигаться в район своих современных ареалов, в том числе в район Малой Азии, где в настоящее время обитает маломощная раса — *A.* (*P.*) *l. l.* natio *intermedius.* В остальных же водоемах сухопалый рак, как и следовавший за ним, типовой длиннопалый рак, кроме незанятых и малозаселенных широкопалым раком водоемов, селился на главных магистралях и в устьях рек, занятых последним видом.

Продвигаясь к верховьям, длиннопалый рак стимулировал продвижение широкопалого. Но, вероятно, вскоре широкопалый рак перестал выдерживать темпы расселения, экологически более пластичного, более плодовитого и подвижного длиннопалого рака. Он стал отходить в притоки и «уголки» акваторий, дав тем самым длиннопалому обойти себя и соединиться со своими соплеменниками из Дона, Волги и других бассейнов. В результате широкопалый рак оказался как бы окруженным с юга — каменным раком, с юго-востока — сухопалым, с востока — типовым длиннопалым, с севера — камским раком. Эти формы, видимо, стали теснить его в сторону Прибалтики и Скандинавских стран. Но массовым видом в Скандинавии широкопалый рак, по-видимому, мог стать только после интродукции, так как вряд ли он смог бы естественным путем преодолеть такой барьер, как Балтийское море.

Распространение остальных подвидов длиннопалого рака в условиях насыщения биофонов астацидами было более сложным и характеризовалось рядом своеобразных особенностей.

Подвид каспийского рака, центром ареала * которого считается Северный Каспий (Бирштейн, Виноградов, 1934), представлен тремя расами. Первая — типовая раса *A.* (*P.*) *l. e.* natio *echwaldi* — галофил, расселившийся по всей акватории, включая и Восточный Каспий, в зоне

---

* В смысле наибольшей численности вида, а не центра расселения в пресных водах (С.Б.).

глубиной от 0 до 20 м (Черкашина, 1971, 1972) и 30 м (сообщение Б. И. Приходько). Пока трудно определить, от каких форм произошел этот подвид в Каспии — аборигенов Сев. Каспия или иммигрантов из Новоэвксина, возвратившихся через Маныч. Остальные две расы: убиквист белый днестровский длиннопалый рак — *A.* (*P.*) *l. e.* natio *bessarabicus* — и типичный житель пресных вод, галофил и реофил белый дунайский длиннопалый рак (*A.* (*P.*) *l. e.* natio *danubialis*) переселились в период, когда в Дунае и Днестре «сопротивление среды» достигало высшего предела. Это главная причина того, что дунайскому раку пришлось довольствоваться «уголками» устьевого участка реки (р. Репида и озера Ялпух и Кугурлуй, которые она соединяет и др.), а днестровскому — Днестровским и Кучурганским лиманами. Местные старожилы утверждают, что белый днестровский рак проник в лиман, примерно между 1918 г. и 1922 г., но поскольку попытки проверить этот факт не удались, мы вынуждены допустить, что он мигрировал сюда из Дуная много раньше, по крайней мере до отделения Кучурганского лимана от Днестровского, Сказанное подтверждает его современный ареал, разделенный обыкновенным длиннопалым раком на две части, более высокая, чем у остальных астацид плодовитость (Бродский, Шпет, 1967), и заселение почти всей территории указанных лиманов. Следует также указать, что К. Ф. Кесслер (1860), обследовавший этот район, видимо, ограничился изучением раков Днестровского лимана и не затронул низовья Днестра, иначе он обратил бы внимание на сразу бросающиеся в глаза различия между астацидами этих двух водоемов (Бродский, 1952, 1954, 1960, 1962, 1963; Амброз, 1956).

Подвид кубанского рака с его двумя расами — типовой (*A.* (*P.*) *l. c.* natio *cubanicus*) и дунайской (*A.* (*P.*) *l. c.* natio *danubialis*) — является узкоспециализированным, приспособленным к жизни преимущественно в стенотопных озерах типа лиманов. Его ареал невелик, но видимо, включает и речные участки (Дон, Кубань, Сал). Результаты изучения генетической структуры катлабухской популяции его (Бродский, Балахнин, Романов, 1975), а также биометрической обработки материалов по изменчивости ряда популяций длиннопалого рака указывают на некоторую обособленность кубанского подвида от остальных форм. Поэтому мы предполагаем, что кубанский рак является формой Азовского моря, а эстуарий Дона и Кубани — его резервацией. Его дунайская раса населяла заливы сев.-зап. эстуария Понта, впоследствии превратившиеся в Придунайские озера.

Происхождение ареалов подвида туркестанского рака сходно с происхождением ареалов раков-эндемиков. Обитая в различных условиях и географических зонах, они прошли сходный путь адаптации к этим условиям. Например, к жизни в горных потоках и арыках приспособились в Сев. Альпах — каменный рак, на Кавказе — кавказский и колхидский раки (*A.* (*A.*) *a. colchicus*) и др. Наиболее сходно происхождение ареалов туркестанского и кавказского (*A.* (*P.*) *pylzowi*) раков. По мнению А. С. Скорикова (1911), последний проник в бассейн р. Алазани и в притоки р. Куры в период Анчагыльского моря, ибо тогда Каспийское море образовывало по р. Куре залив, поднимающийся до устьев р. Алазани (Андрусов, 1888). В это же время, вероятно, и произошло переселение туркестанского рака из предположительно основного своего убежища — Восточного Каспия в места современного его обитания — родниковые речушки и арыки.

Толстопалый рак после неоднократных попыток приспособиться к жизни в водоемах других типов, заселил опресненные участки моря и лиманы.

Таким образом, на основании приведенных материалов мы приходим к выводу, что центром происхождения евро-азиатских видов и форм семейства Astacidae явился Понто-Арало-Каспийский бассейн. Мнение Р. Ботта (1950) о существовании двух центров происхождения ареалов этой группы (Прибалтика и Понто-Арало-Каспий) считаем не обоснованным. Подтверждением этого служат наши и литературные данные, а также большая плотность популяций речного рака на юге УССР и современное размещение ресурсов речных раков — в Понто-Арало-Каспий сосредоточено примерно 1/2 запаса СССР и 2/5 мирового запаса, а в Балтийском бассейне — только их незначительная часть.

ЛИТЕРАТУРА *

Амброз А. И. Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепровско-Бугского лимана. К., Изд-во АН УССР, 1956, 407 с.

Бродский С. Я. О причинах снижения уловов речного рака.— Труды совещания по воспроизводству запасов речных раков. Вильнюс, 1963, с. 19—37.

Бродский С. Я., Шпет Г. И. Речные раки и их продуктивность.— Гидробиол. журн., 1967, 3, № 1, с. 73—76.

Бродский С. Я., Балахнин И. А., Романов Л. М. Генетический анализ популяционной структуры речных раков из водоемов УССР.— Генетика, 1975, 11, № 4, с. 63—68.

Кесслер К. Ф. Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря и Крыма в 1858 г. СПБ. 1860, 247 с.

Негробов В. П. Интенсификация добычи кубанского рака.— Рыбное хозяйство СССР, 1967, № 8, с. 26.

Черкашина Н. Я. Питание Astacus leptodactylus eichwaldi Bott и A. pachypus Rathke (Crustacea, Decapoda) в Туркменских водах Каспия.— Труды ВНИРО, 1972, т. 90, с. 55—71.

Hobbs H. H., Jr. Synopsis of the Families and genera of Crayfishes (Crustacea, Decapoda). Washington, 1974, 34 p.

Украинский н.-и. институт
рыбного хозяйства

Поступила в редакцию
12.IV 1974 г.

S. Ja. Brodskij

RIVER CRAWFISHES (CRUSTACEA, ASTACIDAE) OF THE SOVIET UNION

Communication V. Origin of Main Areas of Distribution of the Western Palearctic Species of the Astacidae Family

Summary

The *Austropotamobius* and *Astacus* genera from the Astacina subfamily and their smaller taxons from their reservation, the Neweuxin basin, immigrated to rivers in six groups. Depending on the degree of adaptation to salinity, getting over integrating «environment resistance», they penetrated to the regions of modern inhabitance of their taxons and formed areas of distribution. *A. (At.) italicus* was the first to immigrate to the Danube.

Ukrainian Research Institute of Fishery

* Источники, указанные в I—IV сообщениях (Вестник зологии за 1973 г., № 4, 1974, № 4, № 6, и 1976, № 4) здесь не приводятся.